第8卷 第1期
1987年2月

动物学研究
ZOOLOGICAL RESEARCH

Vol.8, No.1
Feb, 1987

大陆漂移与白蚁的系统发育

黄复生
（中国科学院动物研究所 北京）

朱世模
（中国科学院昆明动物研究所）

李桂祥
（广东省昆虫研究所 广州）

关键词 大陆漂移 系统发育

白蚁 Termite 是属于古老而又原始的一类昆虫。从许多生活习性和形态特征证明，等翅目Isoptera——白蚁与蜚蠊目Blattariae昆虫的亲缘关系十分接近，特别与隐尾蠊科Cryptocercidae 的某些类群有着更为密切的关系。它们同以木材纤维为食，并且都是借助于体内共生的细菌和原生动物消化木纤维。当地球上高大乔木出现之后，就已经为这类蛀木昆虫的生存提供必要的生活条件。石炭纪Carboniferous是蜚蠊目昆虫最为繁盛的地质时期（林启彬，1978），为此，白蚁在地质历史上有可能与蜚蠊同时期，或接近石炭纪的时期内出现的。但是，由于白蚁营巢居生活，其体壁非常柔软，几丁质化很浅，所以保存下来的化石较之蜚蠊目昆虫的数量相对为少。据目前所知，白蚁化石不仅稀少，而且已发掘出的化石的地质时期又相当的晚，尚不能充分反映白蚁的起源时期。见下表。

白蚁化石的地理分布及其地质时期

科名	地质时期 / 发现地区 / 属*名	中白垩纪	始新世			渐新世			中新世						上新世		波罗的海安贝尔**
		拉布拉多	美国	澳大利亚	匈牙利	法国	德国	西伯利亚	巴西	美国	佛罗伦斯	匈牙利	捷克	德国	德国	巴西	
澳白蚁科	*Spargotermes*								+							+	
	Blattotermes		+	+													
	Miotermes												+	+			
木白蚁科	*Eotermes*						+										
	Prokalotermes										+						
	Proelectrotermes										+						+
	Electrotermes																+
原白蚁科	*Ulmeriella*						+	+		+				+	+		
	Termopsis				+	+						+					+
	Parotermes										+						
	Cretatermes	+															
鼻白蚁科	*Parastylotermes*									+							+

* 表中所列化石属均已灭绝，但主要均属第三纪各期 ** 地质时期不详

本文1985年7月9日收到，1986年7月18日收到修改稿。

根据白蚁化石的种类、数量和发现时期可以说明以下两点：

1.所发现的进入第三纪Tertiary以来的化石属有24个。表中所列已灭绝的12属中，分布在目前北半球寒冷地区的化石类群有11属，占91.67%，有的远至波罗地海和西伯利亚。这种现象显示出白蚁在长期的进化过程中，分布在寒冷地区的大部分类群可能因不能御寒而灭绝，是白蚁种群不能繁衍的主要原因之一。反之，在温暖热带地区的则得以生存发展。

2.结合大陆漂移的时期分析，白蚁的亚科和属可能在中生代白垩纪 Mesozoic-Cretaceous 以前就分布到世界各个大陆去了。

地质历史上目前所发现最早的白蚁化石是在中生代晚期的中白垩纪，所采到的化石产于拉布拉多 Labrador，被命名为白垩白蚁属*Cretatermes*，属于原白蚁科 Hodotermitidae中的草白蚁。针对地质历史上的化石，Emerson (1952) 曾指出：所有当今生存的白蚁各科已在中生代晚期分布到世界的主要热带地区；亚科和属的分化在第三纪就已在进行。以上这些记载以及亚科和属目前所能见到的分化时间，都与等翅目昆虫的原始性和古老性难以符合，所以这样的化石记录仅仅是目前所记载的有限资料，远远不能反映出白蚁地质历史上所出现的确切时期。因此，对于白蚁的出现和昌盛繁殖更精确的地质时期，还有待于未来的大量工作。

正因为由于白蚁在地层内所保存下来的化石比较少，又没有采到更早、更为原始的祖先化石，给研究白蚁的起源和进化带来一定的困难。纵然如此，过去不少学者对于白蚁的进化和系统发育仍然做了大量工作，尤以对白蚁的起源和分布有较多的阐述，对于等翅目昆虫较高级阶元的系统发生，以及它们彼此间的亲缘关系有了比较明确的论述。许多事实证明，白蚁的起源和分布与大陆漂移有密切关系。

众所周知，世界各大陆是在漫长的岁月中，经过长距离的漂移而形成的。目前世界各大陆仍处于不断运动中。但是，某些学者曾认为在白蚁起源和地理分布上，“陆桥”Land Bridge起着决定作用。Emerson(1952, 1955) 多次以陆桥学说解释白蚁的分布。他认为：锯白蚁属*Microcerotermes*可能在白垩纪起源于非洲，扩散的路线是经东洋区穿过白令大陆桥Bering Strait到达新大陆，现已分布到除新北区以外的世界各地；某些类群从新热带区通过白令大陆桥移居到东洋区，从而产生了比较原始的长足白蚁属*Longipeditermes*和多毛白蚁属*Hirtitermes*；象白蚁亚科Nasutitermitinae的锥白蚁属分支*Subulitermes*中，与象鼻高度发达的新热带区属*Angularitermes*接近的类群扩散后，越过北部热带的白令陆地桥，并形成了各个热带地区的地方性属。如在非洲区、澳洲区、东洋区、马拉加西等热带动物地理区均有分布。

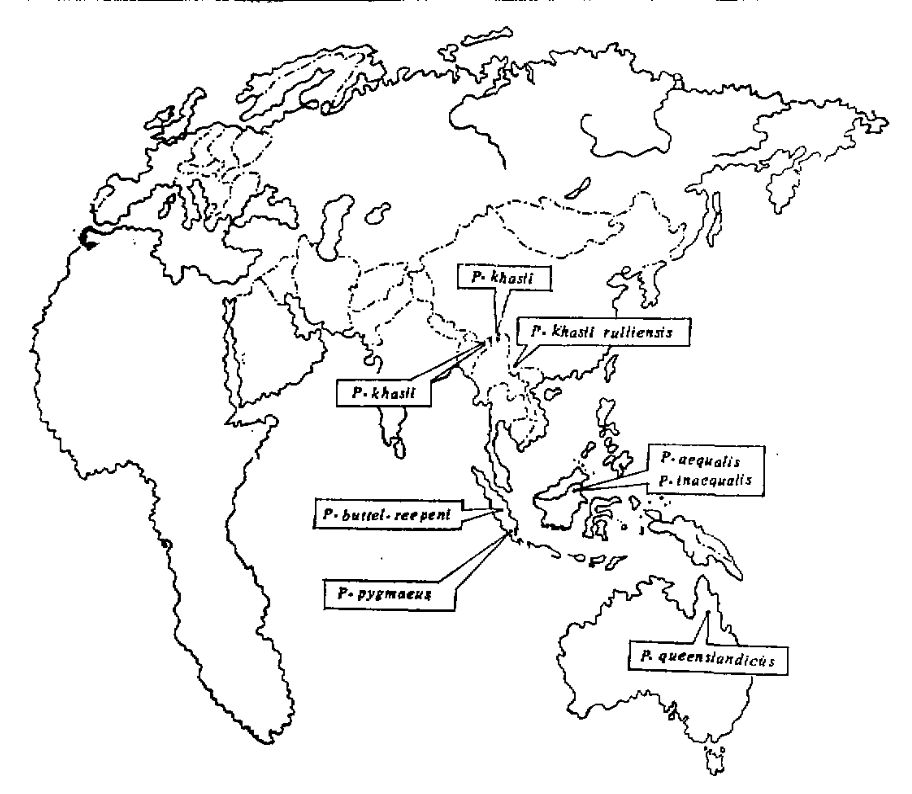
1970年Krishna在《白蚁生物学》一书中提出：如果按照Emerson的观点，则无需用现代大陆板块的漂移假说去阐明白蚁的分布了。并且，Krishna 又用以下的几点假说进一步说明大陆桥对白蚁分布和系统演化的重要意义。他认为：在热带条件下的白令海峡有一个大陆桥，有利于白蚁的分布。某些白蚁有可能发源于南美洲，再迁移到东洋区、澳洲区和非洲区，反之亦然。到了第三纪，这个陆桥就失去了作用；从始新世Eocene开始，南美洲与北美洲已有了称之为地峡的狭窄陆地相联结；在白垩纪，澳洲区曾联接到东洋区；在始新世或更早的时期，马达加斯加大概曾与非洲大陆相联接。按照

上述假说，Krishna 认为：世界各大陆都是由陆桥相联结的。白蚁现今的地理分布，是通过陆桥途径迁徙扩散而达到互相交流。

主张陆桥理论的人对于现在各大陆间不存在任何横卧于海洋之间的陆桥的解释是：这些陆桥都在地面构造运动的过程中沉没到海洋中去了。但是，陆桥存在的证据并不充足。可以设想，连接数千公里海洋的陆桥，其宽度不可能太窄，规模之大，可想而知。而且，已经沉没的大规模陆桥的残迹，至今并未被人发现。因此，陆桥学说似乎不能圆满地解释构成当今白蚁的地理分布的原因。再者，白蚁由于自身的种种特性，自我扩散能力十分有限，难以设想在一定的地质历史阶段内，白蚁利用狭窄的白令陆桥为通道，在东、西半球的大陆和非洲、澳洲大陆之间往返迁徙。所以，根据白蚁的特性和当今白蚁类群中许多的特有成分，认为陆桥理论的科学意义值得加以重新分析和认识。

1910年，奥地利气象学家魏格纳Alfred Wegener提出“大陆漂移学说”。他认为在石炭纪以前（距今约3亿5千万年以前），地球上的大陆都聚集在一起，形成一个统一的大陆，称为“联合古陆”Pangaea。侏罗纪Jurassic和第三纪时，由于受到向西或向赤道的，或是同时两个方向力的作用，联合古陆开始分裂，中间区形成印度洋和大西洋，至第四纪Quaternary初叶形成现在的状况。印度半岛原属冈瓦纳古陆Gondwana Land的一部分，分裂后向东北方向漂移，并与亚洲大陆相碰撞。近年来，科学家利用日益丰富的古地磁资料，论证了现代的一些大陆在地质史上曾是统一的古陆，尔后发生大规模的漂移运动，同时又对每块大陆在地质时期中相对的漂移速度作出了较为具体的说明。证明在中生代晚期Mesozoic，南美洲、非洲和澳洲已经分裂；第三纪时期，欧洲和北美洲已经漂移而分离成现今的状态了。这样的理论为生物的起源和分布带来了新的内容。不断运动中的板块，直接影响了地球上生物的分布、起源和进化，对于陆地上生物的影响尤为激烈，通过对白蚁化石的研究也能说明这一问题。

蔡邦华、黄复生（1982）在《棒鼻白蚁的分布及其新亚种》一文中，阐述了世界棒鼻白蚁属*Parrhinotermes*分布的现状与大陆漂移作用的密切关系。棒鼻白蚁属目前已经记载的种类有6种1亚种。其中4种 *Parrhinotermes aequalis*（Haviland），*P. inaequalis*（Haviland），*P. buttel-reepeni* Holmgren，*P. pygmaeus* John 等分布于赤道附近的印度马来亚，另1种*P. queenslandicus* Mjöberg 出现在南纬20°以北的澳大利亚昆士兰，瑞丽棒鼻白蚁 *P. khasii ruiliensis* Tsai *et* Huang 则分布于中国云南西南部的瑞丽（北纬24°），以上分布区均属于热带或热带边缘的常绿阔叶林地区。卡西棒鼻白蚁*P. khasii* Roonwal *et* Sen-Sarma 原产于印度的阿萨姆Assam，但可伸入到我国西藏东南部的墨脱地区（约北纬29°），这是棒鼻白蚁分布最北的地域。这种现象可能由于西藏高原的强烈隆起，阻挡西北寒冷干旱气流的袭击，促使卡西棒鼻白蚁能在较北的地区生存繁殖。以上棒鼻白蚁全部分布于东半球，每种棒鼻白蚁的分布区均十分狭窄，可称为典型的“窄布种”，几乎都是当地的特有成分。（如图）这些事实说明，棒鼻白蚁的扩散能力十分有限，非洲大陆和西半球目前均未发现棒鼻白蚁的分布足迹。本属很可能在冈瓦纳古陆分裂之后才发展起来的一类白蚁。随着板块运动，大陆漂移，印度板块向东北方向漂移，并与欧亚大陆相碰撞；澳大利亚板块向南漂去；印度马来亚的一些岛屿也在大陆漂移过程中逐渐形成或受某时期断并的影响，将原始的棒鼻白蚁祖



棒鼻白蚁*Parrhinotermes* Holmgren的地理分布

先分别隔开，并带到上述有关地区，逐渐发展成各地的特有种类。

总之，白蚁属于比较原始而古老的昆虫，它的分布和起源并非“无需用现代大陆板块的漂移学说去阐明”。相反地，由于白蚁的许多生物学特性，不能不使人们相信白蚁的进化以及目前的分布，是与大陆漂移有着密切关系。白蚁营巢居生活是它的一大优点，但在某种意义来说也带来了一些弱点。白蚁在巢外自然状态下，很难抵御强大敌对动物的袭击。加之体壁柔软，体色乳白，更是其它肉食动物的捕食目标。而且就目前已知的白蚁种类，除了少数种外，其中绝大部分种类的分布十分狭窄，多属窄布种，不少类群仅出现于某个特定的地区，而且一般多生活于热带及亚热带地区。这些习性充分说明了白蚁的扩散能力极差，自身不可能做长距离的迁徙。事实说明，目前白蚁的分布状态是大陆长期运动的结果。白蚁的分布和起源直接受到大陆漂移的影响。

根据这样的观点，我们认为等翅目昆虫的祖先以及最原始的白蚁，可能是在蜚蠊目昆虫的起源时期之后或同时出现于地球上。这些祖先类群和原始的白蚁，共同起源于同一个大陆——联合古陆。在中生代白垩纪之前，这些原始昆虫仍共同生活繁衍于这样的大陆上。此时等翅目昆虫各科的分化均已陆续形成，但不均衡地分布于统一的古陆上，随着种种条件的变化，这种不均衡的现象变得更为突出。某些类群不能在北方陆地继续

生活繁衍，大部分等翅目昆虫出现于南古大陆。随后统一古陆解体了，并且受着不同方向的作用力，促使解体后的陆块向不同的方向漂移。等翅目各科的祖先类群，也随着统一古陆的解体漂移，被带到地球各个地方，成为漂移后各个地区的白蚁祖先，并逐渐进化发展为各地特有的等翅目昆虫区系。

参 考 文 献

易希陶译　1967　洛氏昆虫学：492—515。正中书局

金性春　1980　漂移的大陆，上海科学技术出版社

林启彬　1978　中国的蜚蠊目昆虫化石。昆虫学报　21(3):335—342

班武奇等　1984　板块构造学说的来龙去脉。科学出版社

黄复生　1981　西藏高原的隆起和昆虫区系。西藏昆虫：1—34。科学出版社

曾融生　1984　固体地球物理学导论：377—414。科学出版社

蔡邦华等　1982　棒鼻白蚁的分布及其新亚种（等翅目：鼻白蚁科）。昆虫学报　25(3):306—309

谭娟杰　1980　昆虫的地质历史。动物分类学报　5(1):1—13

Darlington, P. J. Jr., 1965. Biogeography of the Southern End of the World, pp. 210—216, Harvard University Press, Massachusetts.

Krishna, K. and Weesner, F. M., 1970. Biology of Termites Vol. II, pp. 127—152, Academic Press, New York.

Snyder, T. E., 1949. Catolog of the Termites (Isoptera) of the World, pp. 88—89; 352—378, Smithsonian Institution, Washington. D. C.,

EFFECT OF CONTINENTAL DRIFT ON PHYLOGENY OF TERMITES

Huang Fusheng Zhu Shimo
(*Institute of Zoology Academia Sinica Beijing*) (*Kunming Institute of Zoology Academia Sinica*)

Li Guixiang
(*Guangdong Institute of Entomology, Guangzhou*)

The relation between continental drift and phylogeny of termites were discussed in this paper. The authors think, the time of originof the ancestor of Isoptera and the original termites propably originated later than the Blattariae or this two orders had originated in the same geologic period. It is considered that the groups of ancestor of Isoptera and the original termites had originated at the Pangaea. Both of them multiplied and evolved at the broadly united continents before the time of Cretaceous, and the differentiation of the families of Isoptera had successionly completed in that geologic period, but not proportionally dipersed. Many evidences show that some groups had hardly existed in adverse environment at the northern land, but most of the members of the groups existed at the southern end of the world as well. Since then, the Pangaea splited apart and drifted for different directions. The ancestors of the families of the termites were carried by the separate continents to different regions of the world and the original termites evolved in each region, and then formed into the characteristic entomofauna of Isoptera on there.

Key words: Continental drift Phylogeny